

- Myers W. M. Increased meiotic irregularities and decreased fertility accompanying inbreeding in *Dactylis glomerata*. L. — Genetics, 1949, vol. 28, p. 383—397.
- Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. Inbred lines. — Heredity, 1955, vol. 9, p. 93—116.
- Rees H., Thompson J. B. Localization of chromosome breakage at meiosis. — Heredity, 1955, vol. 9, p. 399—407.
- Rees H. a. Thompson J. B. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes. — Heredity, 1956, vol. 10, p. 409—428.
- Rees H., Thompson J. B. a. Lawrence C. Genotypic control of the chromosome behaviour in rye. V. The distribution of chiasma between pollen mother cells. — Heredity, 1958, vol. 12, p. 101—111.
- Rees H. Genotypic control of chromosome form and behaviour. — Bot. revs., 1961, vol. 27, p. 288—318.
- Riley R. Genetics and regulation of chromosome behaviour. — Scient. progr., 1966, vol. 54, No 214, p. 193—207.
- Riley R. a. Law C. N. Genetic variation in chromosome pairing. — Adv. genet., 1965, vol. 13, p. 57—114.
- Sybenga J. Inbreeding effects in rye. — Z. Vererb., 1958, vol. 89, p. 338—354.
- Zečević L. M. Cytological studies of inbred lines of maize (*Zea mays* L.). I. Chiasma frequency at diplotene. — Zbornik radovo biolski Institut. N. R. Srbija. Beograd, 1960, vol. 4, No 1, p. 1—32.
- Zečević L. M. Cytological studies of inbred lines of maize (*Zea mays* L.). II. Chiasma frequency at diakinesis. — Zbornik radovo biolski Institut. N. R. Srbija. Beograd, 1961, vol. 5, No 1, p. 1—43.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПОВЕДЕНИЯ ХРОМОСОМ В МЕЙОЗЕ У ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ ДИПЛОИДНОЙ РЖИ. I. ЧИСЛО ХИАЗМ

С. П. Соснихина

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

В лаборатории генетики и цитогенетики растений создана генетическая коллекция инбредных линий диплоидной ржи. Линии автофертильны в разной степени, а кроме того маркированы одним или несколькими рецессивными генами, что обеспечивает широкие возможности для использования их в генетических исследованиях (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1971). Например, наличие таких линий позволяет получать гомозиготы по доминантным генам, проводить генетический анализ летальных признаков и использовать линии для изучения генетической структуры популяций.

Для успешного проведения таких исследований необходимо всестороннее изучение самих инбредных линий, их морфологии, наследования отличительных признаков и цитологических особенностей, в том числе и характера протекания мейоза. Отклонения от нормального хода мейоза могут влиять на фертильность и наследование отдельных признаков. Особенно важным представляется изучение числа хиазм в мейозе, так как от распределения частоты хиазм может зависеть сохранение бивалентов в *M1* и правильное расхождение хромосом в *A1*, что необходимо для образования нормально функционирующих гамет. Кроме того, число хиазм является одним из главных факторов, регулирующих степень комбинативной изменчивости в популяции. Очевидно, что этот признак является адаптивным и, следовательно, должен генетически контролироваться.

В отношении изучения закономерностей образования хиазм рожь относится к наиболее исследованным объектам (Mather a. Lamm, 1935; Lamm, 1936; Кахидзе, 1939; Müntzing a. Akdik, 1948; Rees, 1955; Rees

Thompson, 1956; Rees, 1957; Rees, Thompson a. Lawrence, 1958; Sybenga, 1958; Sun a. Rees, 1964; Jones, 1967; Bennett, Rees, 1970, и др.).

Обобщая результаты работ, касающихся генетического контроля образования хиазм, можно выделить две системы, регулирующие этот процесс. Первая контролирует собственно возможность образования хиазм в биваленте (Jones, 1967; John a. Lewis, 1965). Нарушения в этой системе ведут к частичному или полному подавлению образования хиазм. Например, сюда можно отнести асинаптические и десинаптические рецессивные мутации, изученные у многих объектов (Riley a. Law, 1965; John a. Lewis, 1965), в том числе и у ржи (Prakken, 1943). Вторая регулирующая система связана с распределением хиазм в биваленте и, следовательно, с изменчивостью числа хиазм в клетке и растении. Распределение хиазм контролируется полигенно (Rees, 1955, 1961; Zečević, 1961). При исследовании гибридов между подвидами ячменя показано, что гены, контролирующие число хиазм, концентрируются в основном во II хромосоме (Gale, Rees, 1970). У ржи данные такого рода отсутствуют, так как для этого объекта группы сцепления почти неизвестны (Федоров, Смирнов, Соснихина, 1971).

Наиболее подробная информация о полигенном контроле наследования числа хиазм получена при исследовании инбредных линий, а также при исследовании межлинейных и межвидовых гибридов (Rees, 1961). Причем исследования инбредных линий выполнены в основном на ржи и кукурузе. В этих работах показано, что линии по сравнению с популяциями имеют меньшее число хиазм (Lamm, 1936; Кахидзе, 1939; Müntzing a. Akdik, 1948), что число хиазм у ржи не зависит от длины бивалента (Sybenga, 1958; Jones a. Rees, 1964). В популяциях наблюдается непрерывное варьирование по числу хиазм между растениями (Myers, 1941). Рис с сотрудниками показали значительные различия между растениями разных генотипов во втором поколении у межлинейных гибридов (Rees a. Thompson, 1956; Rees, 1957; Rees, 1961; Jones a. Rees, 1964). В то же время и в пределах одного растения, т. е. одного генотипа, выявлена значительная изменчивость по частоте хиазм между клетками и бивалентами (Rees a. Thompson, 1956; Rees, 1957; Rees, Thompson a. Lawrence, 1958; Sun a. Rees, 1964), причем изменчивость между бивалентами больше, чем изменчивость между клетками (Mather a. Lamm, 1935; Rees a. Thompson, 1956). Кроме того, Рис и Томпсон (1956) отмечают, что изменчивость между бивалентами зависит от генотипа растения.

Материалы и методы. В настоящей работе определяли число хиазм у автофертильных линий диплоидной ржи из коллекции лаборатории. В работе исследовали 19 инбредных линий и 5 соответствующих популяций: 1) 3 линии из сорта «Вятка» (I_8). В табл. 1 эти линии отмечены буквой В с индексами 1, 2, 3; 2) 3 линии Белозерной ржи, полученной из сорта «Гейне белозерная» немецкой селекции (I_6). В табл. 1 линии отмечены буквой Б с соответствующими индексами; 3) 3 линии, полученные из популяции Белозерной ржи без воскового налета на стебле (I_4). В табл. 1 линии помечены буквами ББВ с индексами; 4) 3 линии, полученные из популяции ржи без воскового налета на стебле (I_7). В табл. 1 линии отмечены буквами БВ. 5) 4 линии из популяции Черноколосой ржи, выделенной из сорнополевой (I_6). В табл. 1 линии отмечены буквой Ч с индексами. 6) 3 линии из сорта «Сталь» шведской селекции. В табл. 1 линии обозначены как 191-1, 191-3, 191-5. Линии заложены Нильсоном-Эле в 1925 г. и насчитывают около 40 поколений инбридинга. У этих линий изучали мейоз в 1936 г. Ламм, в 40-е годы — Мюнтцинг и Акдик и с 1955 г. ведет исследования Рис с сотрудниками. Нашей лаборатории они были любезно предоставлены профессором А. Мюнтцингом.

Таблица 1

Средние значения по числу хиазм на бивалент на растение для линий и соответствующих популяций (данные 1967 г.)

Название образца	№ делянок	Поколения инбридинга	Число растений	Средние для числа хиазм $\bar{x} \pm m_x$	Кэфф. варьирования, V
191-1	355	I_{40}	2	$1,96 \pm 0,10$	7,14
191-3	357	I_{40}	3	$1,90 \pm 0,03$	2,74
191-5	358	I_{40}	5	$1,85 \pm 0,02$	2,70
Сталь	336	—	4	$2,30 \pm 0,02$	7,36
ББВ ₁	313	I_4	5	$2,01 \pm 0,04$	4,96
ББВ ₂	319	I_6	3	$2,01 \pm 0,01$	1,01
ББВ ₃	314	I_4	2	$2,23 \pm 0,17$	11,21
Белозерн. б/воск.	312	—	4	$2,18 \pm 0,08$	8,26
Б ₁	294	I_6	1	$1,91 \pm —$	—
Б ₂	298	I_6	3	$1,99 \pm 0,01$	1,10
Б ₃	295	I_5	4	$1,98 \pm 0,15$	7,77
Белозерн.	290	—	3	$2,23 \pm 0,09$	5,38
БВ ₁	302	I_4	5	$1,98 \pm 0,08$	5,05
БВ ₂	304	I_6	2	$1,95 \pm 0,10$	7,18
БВ ₃	307	I_6	1	$1,82 \pm —$	—
Б/воск.	311	—	5	$2,10 \pm 0,08$	20,95
В ₁	325	I_7	2	$1,85 \pm 0,13$	8,10
В ₂	326	I_7	4	$1,83 \pm 0,07$	7,65
В ₃	327	I_7	4	$1,82 \pm 0,06$	7,14
Вятка	323	—	4	$2,16 \pm 0,08$	22,66
Ч ₁	250	I_6	2	$1,96 \pm 0,06$	1,02
Ч ₂	251	I_6	4	$1,98 \pm 0,06$	6,56
Ч ₃	252	I_6	1	$2,01 \pm —$	—
Ч ₄	254	I_5	4	$2,01 \pm 0,08$	7,46
Чернокол.	256	—	3	$2,12 \pm 0,17$	1,89

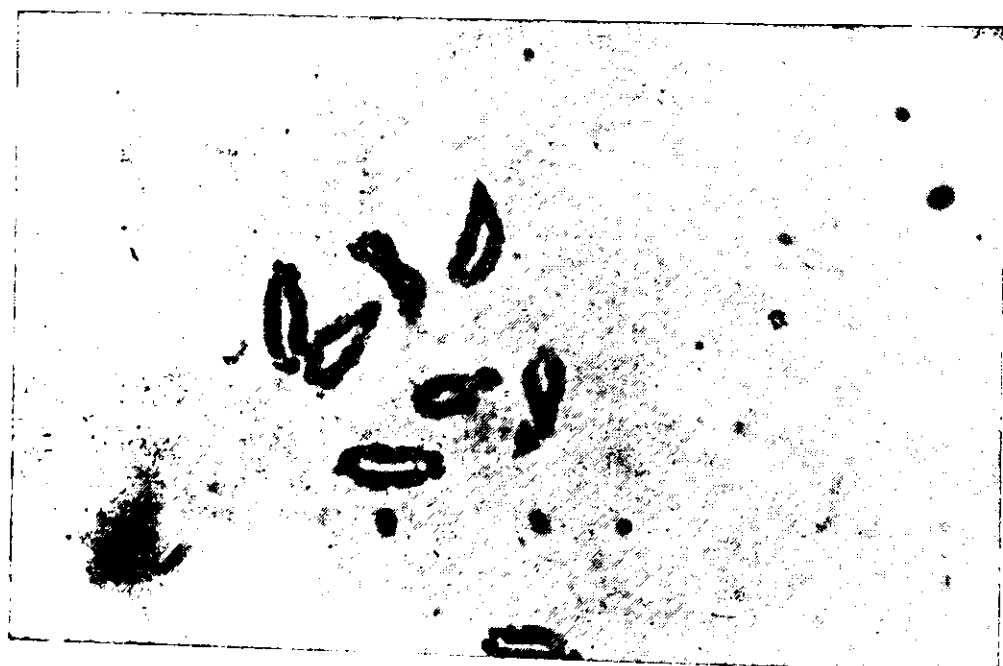


Рис. 1. Диакинез.

Для цитологического анализа фиксировали один колос с растения по Ньюкомеру. Колосья хранили в фиксаторе в холодильнике.

Анализ вели на давленных препаратах с окраской ацетокармином. Подсчет числа хиазм проводили в позднем диакинезе, во всех клетках примерно в одной фазе, характеризующейся определенной степенью спирализации хромосом и наличием ядрышка (рис. 1). Учитывали в среднем по 20 клеток на препарат. Число хиазм выражалось как среднее на бивалент на растение.

Для обработки данных использовали методы вычисления средних для малых выборок (Снедекор, 1961). В качестве варьирующей единицы принимали одно растение. Для сравнительной оценки средних линий и популяций применялся критерий знаков (Урбах, 1964). Дисперсионный анализ по иерархической схеме по трем факторам (Рокицкий, 1964, Снедекор, 1961) и дисперсионный анализ по однофакторной схеме с разной численностью вариантов в группе (Рокицкий, 1964) использовали для оценки изменчивости в линиях и популяциях.

Результаты и обсуждение. В табл. 1 приведены средние величины числа хиазм по линиям и популяциям. При сравнении отдельных линий с соответствующими популяциями удастся отметить достоверные отличия по числу хиазм на бивалент только у линий из

Таблица 2
Результаты дисперсионного анализа числа хиазм у инбредных линий (данные 1967 г.)

Источник варьирования	Сумма кватратов <i>ss</i>	Степени свободы <i>df</i>	Средний кватрат <i>ms</i>	<i>F</i> _{фактич}	<i>F</i> _{табл}	
					<i>P</i> =0,05	<i>P</i> =0,01
Общее	0,65	51	—	—	—	—
Фактор А (линии) .	0,37	14	0,026	3,68	1,92	2,66
Случайные отклоне- ния	0,28	37	0,008	—	—	—

сорта «Сталь» 191-1, 191-3, 191-5. Это, возможно, связано с тем, что упомянутые линии насчитывают наибольшее число поколений инбридинга по сравнению с другими исследованными линиями. Тем не менее, средние величины по числу хиазм показывают, что почти все линии (кроме линии ББВ₃) характеризуются меньшим числом хиазм по срав-

Таблица 3
Средние значения по числу хиазм на бивалент на растение для линий и соответствующих популяций (данные 1968 г.)

Название образца	№ делянок	Поколения инбридинга	Число растений	Средние для числа хиазм, $\bar{x} \pm m_x$	Коэфф. варьи- рования, <i>V</i>
191-1	443	<i>I</i> ₄₀	13	2,01 ± 0,03	5,40
191-5	453	<i>I</i> ₄₀	8	1,93 ± 0,02	3,50
Сталь	429	—	14	2,25 ± 0,04	7,16
ББВ ₁ 313/4	394	<i>I</i> ₅	7	2,00 ± 0,02	3,13
ББВ ₁ 313/2	395	<i>I</i> ₅	8	2,07 ± 0,06	7,64
Белозерн. б/воск.	391, 403	—	12	2,13 ± 0,05	8,20
Б ₂	383	<i>I</i> ₇	12	1,97 ± 0,05	8,40
Белозерн.	372, 390	—	15	2,32 ± 0,04	6,60

нению с исходными популяциями. Эта тенденция выявляется весьма четко и закономерно при сравнении средних для числа хиазм с использованием критерия знаков (*P*=0,01). Наши данные в этом отношении хорошо совпадают с данными других авторов (Lamm, 1936; Кахидзе, 1939; Müntzing a. Akdik, 1948; Sybenga, 1958).

Вместе с тем в разных линиях уменьшение частоты хиазм на бивалент в результате инбридинга идет по-разному. Как правило, линии, выделенные из одной популяции, не различаются между собой, линии разного происхождения (например, некоторые линии Б и В с индексами) достоверно отличаются друг от друга. Следует отметить, что признак «число хиазм» характеризуется малой степенью изменчивости:

коэффициенты варьирования по линиям колеблются от 1,02 до 11,21%.

Изменчивость по числу хиазм в линиях была оценена с помощью дисперсионного анализа по однофакторной схеме. При использовании этого метода часть линий была исключена (линии Б₁, БВ₃, Ч₃, где было учтено по одному растению). Результаты анализа представлены в табл. 2. Достоверным оказывается влияние межлинейных различий, что позволяет считать, что исследованные линии генотипически различны.

На основе проведенного анализа для дальнейшего исследования в 1968 г. были выбраны следующие линии: 191-1, 191-5, ББВ₁ (расщепившаяся на две сублинии 313/2 и 313/4) и Б₁.

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа числа хиазм у инбредных линий и популяций (данные 1968 г.)

Источник варьирования	Сумма квадра- тов ss	Степе- ни сво- боды df	Средний квадрат ms	F _{факт}	F _{табл}		Оцениваемые параметры
					P=0,05	P=0,01	
Инбредные линии							
Общее	419,25	2449	0,1712	—	—	—	
Фактор А (линии)	25,69	4	6,4200	23,26	2,69	4,02	$\sigma_e^2 + d\sigma_C^2 + cd\sigma_B^2 + bcd\sigma_A^2$
Фактор В (расте- ния)	8,27	30	0,2760	2,38	1,46	1,70	$\sigma_e^2 + d\sigma_C^2 + cd\sigma_B^2$
Фактор С (клетки)	36,57	315	0,1161	0,70	1,00	1,00	$\sigma_e^2 + d\sigma_C^2$
Случайные откло- нения	348,72	2100	0,1660	—	—	—	σ_e^2
Популяции							
Общее	380,60	1469	0,2592	—	—	—	
Фактор А (попу- ляции)	37,60	2	18,8000	31,40	3,55	6,01	$\sigma_e^2 + d\sigma_C^2 + cd\sigma_B^2 + bcd\sigma_A^2$
Фактор В (расте- ния)	10,76	18	0,5978	1,12	1,57	1,88	$\sigma_e^2 + d\sigma_C^2 + cd\sigma_B^2$
Фактор С (клетки)	101,10	189	0,5349	2,91	1,00	1,00	$\sigma_e^2 + d\sigma_C^2$
Случайные откло- нения	231,30	1260	0,1836	—	—	—	σ_e^2

Результаты исследований 1968 г. представлены в табл. 3. Очевидно, что во всех случаях средние для числа хиазм у линий достоверно меньше по сравнению с популяциями и только в одном случае различия не достигают достоверности: при сравнении средних ББВ₁ 313/2 и популяции Белозерной ржи без воскового налета на стебле $t=0,35$. Изменчивость между линиями, растениями и клетками была оценена с помощью дисперсионного анализа по иерархической схеме с тремя факторами, а также отдельно рассчитаны данные по числу хиазм в популяциях по той же схеме (табл. 4).

Из табл. 4 очевидно, что разнообразие по числу хиазм между линиями (фактор А) достигает высшей степени достоверности; достоверной оказывается также разница между растениями в пределах линий (фактор В), указывая на генетическую невыравненность. Однако, возможно, что различия между растениями могут возникать за счет влияния условий, действующих на растение в процессе роста и развития, тем более, что средний квадрат (σ^2) по растениям приближается к среднему квадрату между клетками (фактор С). Известно достаточно ис-

следований по влиянию внешних факторов на число хиазм (Sybenga, 1958; Rees, Thompson a. Lawrence, 1958; Elliott, 1958; Nolte, Meyers, 1969; Bennett, Rees, 1970, и др.).

Как видно из данных табл. 4, неучтенные факторы оказывают большое влияние на изменчивость по числу хиазм. Несмотря на это, можно сказать определенно, что между линиями и популяциями выявляются высокодостоверные различия, подтверждающие генотипическую основу этих межпопуляционных и межлинейных вариаций.

При анализе популяций разнообразие по числу хиазм между растениями не достигает достоверности, однако различия по этому признаку четко проявляются на уровне клеток. Вероятно, справедливо предположение, что генотип регулирует число хиазм на уровне бивалентов, а изменчивость между клетками и растениями зависит от изменчивости между бивалентами (Jones, 1967).

Данные такого рода мы получили при анализе изменчивости клеток и бивалентов по числу хиазм в линии Б₂ и популяции Белозерной ржи в том же 1968 г. В линии коэффициенты варьирования для бивалентов $V=20,24\%$, для клеток $V=8,73\%$; в популяции для бивалентов $V=22,74\%$, для клеток $V=7,60\%$. Выборки сделаны не по отдельным растениям, а взяты все биваленты и клетки во всех растениях в линии и популяции. Мазер и Ламм проводили подобный анализ по отдельным растениям и показали, что изменчивость по числу хиазм для бивалентов выше, чем для клеток, и выявили отрицательную корреляцию между частотой хиазм в различных бивалентах (Mather a. Lamm, 1935). Праккен (Prakken, 1943) при работе с десинаптической рожью обнаружил, что изменчивость между бивалентами такая же, что и между клетками. Сибенга (Sybenga, 1958) сообщил, что не располагает данными, которые доказывали бы, что изменчивость по этому признаку в пределах клетки больше, нежели между клетками. В то же время данные Риса, Джонса и других исследователей (Rees, 1955; Rees a. Thompson, 1956; Jones a. Rees, 1964; Jones, 1967) совпадают с данными Мазера и Ламма.

На рис. 2 представлено изменение средних значений числа хиазм у трех линий и популяций по годам. Во всех образцах (кроме популяции «Сталь») наибольшее число хиазм наблюдалось в 1968 г., что, вероятно, связано с погодными условиями. В линиях число хиазм меньше, чем в популяциях. Наибольшие различия наблюдаются между линией 191-5 и популяцией «Сталь». Можно отметить, что среднее число хиазм во всех образцах в какой-то мере остается стабильным. Следует сказать, что к данным, полученным в 1969 г., необходимо относиться с осторожностью, так как результаты получены на ограниченном числе растений (посевы 1969 г. в сильной степени пострадали от вредителя).

Результаты наших исследований подтверждают генетический контроль числа хиазм, о чем свидетельствуют достоверные различия между линиями (см. табл. 2, 4), а также снижение числа хиазм в линиях по сравнению с популяциями (см. табл. 1, 2, рис. 2).

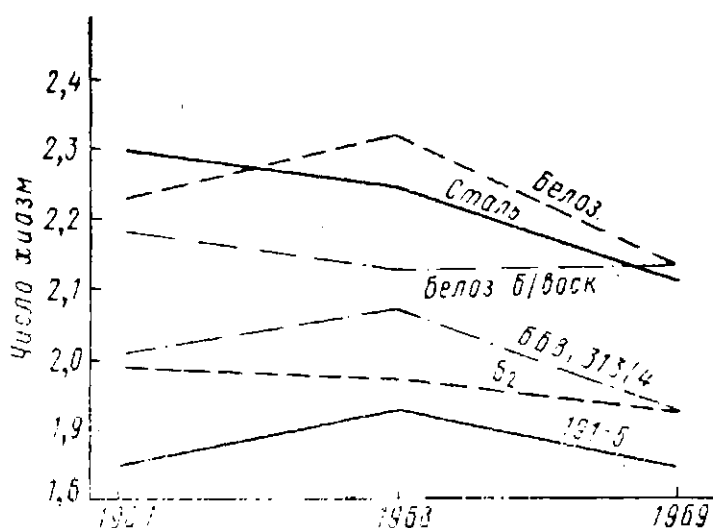


Рис. 2. Изменения средних для числа хиазм по годам в линиях и популяциях. Линии и соответствующие им популяции обозначены одинаково.

На популяционном уровне достигается, по-видимому, оптимальная частота хиазм в бивалентах, что обеспечивает в популяции определенную вероятность генетической рекомбинации, поддерживаемую отбором. Различия между линиями по числу хиазм на бивалент — результат расщепления по генам, находящимся в гетерозиготной популяции в сбалансированном состоянии. Инбридинг, приводя к расчленению единой генетической структуры популяции на отдельные генотипы, нарушает скоординированность генетической системы, объединяющей процессы размножения и поведение хромосом в мейозе. Подобные эффекты инбридинга обнаружены у кукурузы (Zečević, 1961; Blanco, 1949, цит. по: Rees, 1961). Интересно, что при скрещивании *Triticum aestivum* (типичного самоопылителя) у гибридов наблюдалось большее число унивалентов в мейозе по сравнению с родительскими формами (Riley a. Law, 1965). Таким образом, увеличение перекомбинации, расширение скрещиваемой группы у пшениц приводит к такому же эффекту, как уменьшение скрещиваемой группы у ржи за счет инбридинга. Следовательно, отклонение от нормальной системы размножения ведет к нарушению сбалансированной генетически регулируемой рекомбинации (Darlington, 1956).

Выводы

1. Анализ автофертильных линий по числу хиазм выявил достоверные межлинейные и межпопуляционные различия, что подтверждает генетический контроль по этому признаку.

2. Исследования, проведенные в течение трех лет, показали, что инбредные линии характеризуются меньшим числом хиазм на бивалент по сравнению с популяциями.

3. Статистический анализ данных выявил сильное влияние случайных факторов на изменчивость по числу хиазм как в линиях, так и в популяциях.

4. Показано, что изменчивость числа хиазм на уровне бивалентов выше, чем изменчивость на уровне клеток, а в исследованных популяциях изменчивость на уровне клеток больше, чем между растениями.

В заключение автор приносит глубокую благодарность В. Г. Смирнову за помощь в работе и обсуждение результатов.

Summary

Meiosis selffertile inbred lines of diploid rye have been studied for three years. Differences found for chiasma frequency prove this character to be under genotypic control. Inbred lines show significant decrease of chiasma frequency in comparison with corresponding populations. Statistical analysis reveals environmental influence upon of chiasmata number per bivalent is higher then variation per cell both in populations and lines.

ЛИТЕРАТУРА

- Кахидзе Н. Т. Мейоз у инцухтной ржи. — ДАН СССР, 1939, т. 25, с. 69—70.
 Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. М., 1964, 326 с.
 Снедекор Д. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., 1961, 502 с.
 Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., 1964, 445 с.
 Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Некоторые итоги исследований по частной генетике ржи. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1971, вып. 4, с. 117—133.
 Bennett M. D., Rees H. Induced variation in chiasma frequency in rye in response to phosphate treatments. — Genet. res., 1970, p. 325—331.
 Darlington C. D. Natural populations and the breakdown of classical genetics. — Proc. roy. soc., B., 1956, p. 350—364.
 Gale M. D. a. Rees H. Genes controlling chiasma frequency in *Hordeum*. — Heredity, 1970, vol. 25, p. 393—410.
 Lamm R. Cytological studies in inbred rye. — Hereditas, 1936, vol. 22, p. 217—240.

- Elliott C. G. Environmental effects on the distribution of chiasmata among nuclei and bivalents and correlation between bivalent. — *Heredity*, 1958, vol. 12, p. 429—439.
- John B. a. Lewis K. R. The meiotic system. *Protoplasmatologia*, 1965, vol. 6, F. 1, p. 14—23.
- Jones G. H. The control of chiasma distribution in rye. — *Chromosoma*, 1967, vol. 22, p. 69—90.
- Jones G. H. a. Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. 8. Distribution of chiasmata within pollen mother cells. — *Heredity*, 1964, vol. 19, p. 719—730.
- Mather K. a. Lamm R. The negative correlation of chiasma frequencies. — *Hereditas*, 1935, vol. 20, p. 65—70.
- Myers W. M. Variations in chromosomal behaviour during meiosis among plants of *Lolium perenne* L. — *Cytologia*, 1941, vol. 3, p. 388—406.
- Muntzing A. a. Akdik S. Cytological disturbances in the first inbred generations in rye. — *Hereditas*, 1948, vol. 34, p. 485—509.
- Nolte D. J., Meyers B. Genetic and environmental factors affecting chiasma formation in locusts. — *Chromosoma*, 1969, vol. 27, p. 145—155.
- Prakken R. Studies of asynapsis in rye. — *Hereditas*, 1943, vol. 29, p. 475—485.
- Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. Inbred lines. — *Heredity*, 1955, vol. 9, p. 93—105.
- Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. IV. The origin of a new variation. — *Heredity*, 1957, vol. 11, p. 185—193.
- Rees H. Genotypic control of chromosome form and behaviour. — *Bot. revs.*, 1961, vol. 27, p. 288—318.
- Rees H. a. Thompson J. B. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes. — *Heredity*, 1956, vol. 10, p. 409—424.
- Rees H., Thompson J. B. a. Lawrence C. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. V. The distribution pattern of chiasmata between pollen mother cells. — *Heredity*, 1958, vol. 12, p. 101—111.
- Riley R. a. Law C. N. Genetic variation in chromosome pairing. — *Adv. genet.*, 1965, vol. 13, p. 57—107.
- Sun S. a. Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. VII. Unadaptive heterozygotes. — *Heredity*, 1964, vol. 19, p. 357—367.
- Sybenga J. Inbreeding effect in rye. — *Z. Vererb.*, 1958, vol. 89, p. 323—327.
- Zečević L. M. Cytogenetic study of inbred lines of maize. II. Chiasma frequency at diakinesis. — *Zbornik radova. Biološki institut. N. R. Srbija. Beograd*, 1961, vol. 5, p. 43—50.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА ЭСТЕРАЗ В ЛИНИЯХ И ЯЩИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

А. Н. Пахомов, Л. З. Кайданов, А. А. Аронштам

Лаборатория генетики и цитогенетики животных
и лаборатория экспериментальной цитологии БиНИИ ЛГУ

Открытие множественных молекулярных форм ферментов (Markert, Möller, 1959) значительно обогатило возможности изучения генетической изменчивости природных популяций (Hubby, Lewontin, 1966; Spiess, 1968; Fox e. a., 1971). Новое освещение получил вопрос о степени популяционного полиморфизма, а также о механизмах его поддержания (Spiess, 1968; Kimura, Ohta, 1971; Кирпичников, 1972).

В ряде работ, выполненных на дрозофиле, получены указания на селективные различия между аллозимами и на участие отбора в контролировании их состава и частоты встречаемости в популяции. Так, наличие клинальной изменчивости было обнаружено по ряду ферментов у *Drosophila pseudoobscura* и у *D. melanogaster* (O'Brien, McIntyre, 1969; Гроссман и др., 1970). Преимущество гетерозигот было отмечено в популяции *D. paulistorum* по локусу тетразолий-оксидазы (Richmond, Powell, 1970). Селективное преимущество гетерозиготных особей, а также действие частотно-зависимого отбора в отношении генотипических